

## Essai sur la taxinomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii)

par Roger BOUR \*

**Résumé.** — Ce travail préliminaire est essentiellement composé d'une liste des Testudinidae actuels (incluant quelques taxons récents éteints). D'une part, le genre *Geochelone* sensu WILLIAMS in LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957, de même que le genre *Testudo* sensu WERMUTH & MERTENS, 1961, ne sont pas reconnus dans ces larges acceptions, d'autre part, et en conséquence, la liste proposée comprend un nombre de genres supérieur à celui admis généralement, non pas pour introduire inutilement une complication au niveau de ce taxon, mais, au contraire, pour finalement simplifier la nomenclature dans le triple but : de rechercher une homogénéité de la valeur du genre (chaque genre devant être défini à partir d'un nombre à peu près identique de caractères analogues) au sein de la famille ; d'harmoniser la systématique de celle-ci avec celle d'autres familles, notamment des Emydidae ; de préparer à une étude phylogénétique ultérieure de la famille des Testudinidae.

**Abstract.** — In a list of recent Testudinidae are proposed a new, reduced, acceptation for the genus *Geochelone* (or the genus *Testudo*), currently recognized as including the major part of the Tortoises, and consequently, several new combinations. The aim is to reach a well balanced meaning of each genus and, by this new concept of the genus, to harmonize the Testudinid systematics with that of other families, and to simplify the genus contents for future works on Tortoises phylogeny.

---

Le problème de la systématique des Testudinidae se traduit actuellement par un déséquilibre énorme entre le nombre important de genres, dits « spécialisés », comprenant des petites espèces, et le genre unique, « non spécialisé » (*Geochelone*, parfois même *Testudo*), qui comprend l'ensemble des moyennes et grandes espèces ; ce problème m'est apparu particulièrement évident lors de l'étude (BOUR, 1978 ; 1980) des Testudinidae malgaches : deux espèces manifestement (morphologie, anatomie, éthologie, ...) congénériques (*Pyxis arachnoides* et *Pyxis planicauda*) étaient rangées l'une dans un genre endémique, « spécialisé » (il l'est, mais pour d'autres raisons que celles reconnues !), l'autre dans le genre « cosmopolite » *Testudo*.

### LA FAMILLE DES TESTUDINIDAE

Cette famille d'une cinquantaine d'espèces actuelles comprend les vraies Tortues terrestres ; issue dès l'Éocène d'un représentant de la grande famille des Emydidae, elle a,

\* Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, 75005 Paris.

ou a eu, une vaste aire de répartition géographique, incluant certaines îles océaniques, mais excluant l'Océanie. Le nombre limité d'espèces est vraisemblablement lié à la pauvreté dans le choix des niches écologiques convenables.

La définition de la famille est complexe (cf. « Testudininae », LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957 : 209) et définir une Tortue terrestre revient pratiquement à dresser la liste des particularités adaptatives diverses, morphologiques et anatomiques, qui ont accompagné l'abandon du milieu aquatique.

#### LES GENRES CHEZ LES TESTUDINIDAE

La phylogénèse des Testudinidae restant mal comprise, la systématique de la famille montre bien des imperfections. La notion de genre établi d'après une spécialisation remarquable est tenace : BOULENGER (1889), SIEBENROCK (1909), WERMUTH & MERTENS (1961) usent et abusent du genre *Testudo*, pour les espèces de Tortues terrestres qui ne montrent pas une spécialisation morphologique spectaculaire, mais isolent toujours *Pyxis* et *Kinixys*, seulement parce qu'ils ont une carapace articulée.

La tentative de GRAY (1873), qui repose également sur l'appréciation d'un seul caractère (aspect de la surface alvéolaire) donne parfois des résultats surprenants, et manque de précision ; elle n'est guère intéressante dans une étude phylogénétique de l'ensemble de la famille, surtout lorsque l'on tient compte de nos connaissances actuelles sur les variations de la structure des surfaces alvéolaires au niveau infragénérique : genres *Chelonoidis*, *Geochelone* (s.s.), *Testudo* (s.s.), *Cylindraspis*, *Pyxis*...

Sculs LOVERIDGE & WILLIAMS (1957) ont utilisé un ensemble de caractères (externes et internes) pour redéfinir des genres de Testudinidae, caractères sélectionnés en partie pour leur importance parmi les Tortues d'Afrique continentale ; les résultats obtenus sont souvent intéressants, sans être toutefois irréprochables : « genre » *Geochelone*, valeur exagérée de certains caractères tels que la configuration de la région suprapygale, ou l'exposition postérieure de la fenêtre postotique.

Une révision taxinomique de l'ensemble de la famille est nécessaire ; elle doit être basée sur des méthodes « nouvelles » (biochimie des protéines, caryologie, étude des parasites, ...) ou plus classiques, mais encore insuffisamment exploitées (morphologie de l'écaillage, ostéologie, myologie, éthologie, ...) ; elle doit aussi, avec rigueur, faire abstraction des résultats admis actuellement mais non démontrés. Plus nombreux seront les caractères exploités, meilleurs seront les résultats obtenus.

Au cours de l'étude du genre *Pyxis* (BOUR, 1980), ce problème a été uniquement abordé par l'étude du crâne et de la carapace osseuse de chaque « groupe » d'espèces, c'est-à-dire de chaque genre et sous-genre de WILLIAMS, 1952 (repris et modifié dans WERMUTH & MERTENS, 1977, par exemple). La conclusion qui s'est imposée est que les genres actuellement reconnus, même par WILLIAMS in LOVERIDGE & WILLIAMS (1957 : 210) (dix genres récents, dont *Pyxis* et *Acinixys*), sont encore en nombre insuffisant.

La distinction générique des groupes de petites espèces, dont celle des « endémiques éthiopiens » (sensu WILLIAMS), commence à apparaître dans les travaux actuels ; mais les grandes espèces sont toujours rassemblées dans un genre unique, *Geochelone* Fitzinger, 1835, manifestement polyphylétique.

Certes les grandes Tortues continentales, à vaste aire de répartition (*Chelonoidis denticulata* et *C. carbonaria*, *Geochelone pardalis* et *G. sulcata*, *Manouria emys*, auxquelles on peut joindre *Aldabrachelys gigantea* lorsqu'elle habitait l'ensemble des Seychelles et de leurs dépendances, parce qu'un échange continu d'une île à l'autre, par flottage, entretenait un brassage génétique suffisant), qui sont adaptées (coloration, morphologie) à leur milieu sans y être strictement inféodées, évoluent peut-être lentement et surtout n'ont guère de spécialisations remarquables comme celles que peuvent montrer les petites espèces : leur potentiel évolutif semble pauvre, peu « inventif ». On pourrait supposer que cette apparente stabilité est en rapport avec leur grande taille, qui empêche ou n'impose pas une modification adaptative rapide en réponse à une transformation quelconque de l'environnement, comme c'est le cas pour les petites espèces.

Mais deux beaux exemples d'évolution rayonnante et rapide de grandes Tortues terrestres, l'un aux Galápagos, l'autre aux Mascareignes<sup>1</sup>, ensembles de petites populations divergentes parce qu'absolument isolées et subissant l'action de leurs milieux respectifs, diversifiés, sans échanges génétiques avec l'extérieur, permettent de s'opposer à cette idée de manque de dynamisme évolutif chez ces Reptiles. Bien évidemment, si la transformation de l'environnement est trop rapide (à l'échelle « humaine » : changements climatiques brutaux, présence soudaine de compétiteurs mieux armés, ...), les avantages adaptatifs acquis, plus ou moins développés selon les espèces (inertie thermique, résistance physiologique, protection mécanique, ...) peuvent devenir insuffisants ou même désavantageux, et les Tortues disparaissent. Les populations insulaires vraies (endémiques) sont naturellement, parce qu'à la fois réduites et spécialisées, les premières victimes de telles transformations.

Pour compliquer le démêlage de l'écheveau des Testudinidae — considérés à priori comme formant un groupe monophylétique — certains caractères évolués, que les grandes espèces possèdent en commun, ont été probablement acquis par convergence ou par évolution parallèle, étant liés eux-mêmes à l'accroissement des dimensions : particularités de la carapace osseuse et surtout des structures du crâne, telles que, par exemple, l'ossification importante du plancher de la fenêtre postotique et du foramen carotidien postérieur (les processus interfenestralis, claviformes, sont internes et recouverts par le basioccipital, lui-même recouvert par une expansion postérieure des ptérygoïdes), le développement de la crista praetemporalis (*processus trochlearis oticus*) et des crêtes maxillaires, etc.

Néanmoins, ces grandes Tortues composent également des groupes d'espèces bien isolés et définissables, que l'on peut considérer comme autant de genres, car certains de ces genres sont, phylogénétiquement, plus « éloignés » les uns des autres (probablement *Chelonoidis*, *Indotestudo*, *Cylindraspis*, ...) qu'ils ne le sont des groupes (« genres », maintenant admis) de « petites » espèces ; elles ne représentent pas une lignée unique (monophylétique) mais actuellement des rameaux divers, indépendants (polyphylétisme) : les Tortues grandes ou géantes ont dû apparaître quand les conditions leur étaient favorables (adaptation écologique possible) ; leur relative abondance en Paléontologie n'est qu'une conséquence de la robustesse de leur squelette par rapport à celui d'espèces plus frêles ; naturellement, la variation de leur distribution géographique peut souligner une variation paléoclimatique.

1. Ces deux archipels sont d'origine volcanique et se sont formés, probablement, au Pléistocène.

Cette prise de position sur la notion de genre parmi les Testudinidae sera développée dans une autre étude. Le tableau suivant donne une liste des Testudinidae actuels qui adopte cette notion. Bien entendu, cette classification ne prétend pas refléter beaucoup mieux qu'une autre la phylogenèse de la famille (encore obscure, il faut le répéter) ; mais elle élimine néanmoins certaines contradictions, en refusant le genre *Geochelone* s.l., et propose un regroupement des espèces qui semble plus harmonieux (revalorisation du niveau du taxon « genre »), utilisable, sans modifications majeures, pour des travaux phylogénétiques ultérieurs. Les diverses populations des îles Galápagos sont considérées, arbitrairement, comme autant de bonnes espèces, leur ensemble formant la super-espèce *Chelonoidis elephantopus* (Harlan, 1827)<sup>1</sup>. La première espèce indiquée après un genre est toujours l'espèce-type de ce genre. La distribution zoogéographique adopte la terminologie de MÜLLER (1977).

CHELONII Latreille, 1800  
TESTUDINIDAE Batsch, 1788

I. EMPIRE PALÉOTROPICAL

**Aldabrachelys** Loveridge & Williams, 1957 : *malgache*

*Aldabrachelys gigantea* (Schweigger, 1812) §<sup>2</sup> : Aldabra (Seychelles)  
*Aldabrachelys grandidieri* (Vaillant, 1885)<sup>3</sup> : Madagascar

**Asterochelys** Gray, 1873 : *malgache*

*Asterochelys radiata* (Shaw, 1802) : S. Madagascar  
*Asterochelys yniphora* (Vaillant, 1885) : N.W. Madagascar  
*Asterochelys* (?) *abrupta* (Grandidier, 1868)<sup>3 4</sup> : Madagascar

**Cylindraspis** Fitzinger, 1835<sup>5</sup> : *malgache*

*Cylindraspis vosmaeri* (Fitzinger, 1826) : Rodriguez  
*Cylindraspis peltastes* (Duméril & Bibron, 1835) : Rodriguez  
*Cylindraspis borbonica* Bour, 1978 : La Réunion  
*Cylindraspis graii* (Duméril & Bibron, 1835) : Maurice  
*Cylindraspis indica* (Schneider, 1783) : Maurice

**Pyxis** Bell, 1827 : *malgache* [*Acinixys* Siebenrock, 1902]

*Pyxis* (*Pyxis*) *arachnoides* Bell, 1827 &<sup>6</sup> : S. Madagascar  
*Pyxis* (*Acinixys*) *planicauda* (Grandidier, 1867) : W. Madagascar

**Chersina** Gray, 1831 : *éthiopien*

*Chersina angulata* (Schweigger, 1812) § : S. Afrique

1. *Testudo elephantopus* Harlan, 1827, est précédé, notamment, par *Testudo rotunda* Latreille, 1801 (p. 107), inusité.

2. § : Existence possible ou probable de sous-espèces, à préciser.

3. Espèce récente mais éteinte.

4. Appartenance générique restant à démontrer.

5. Genre exterminé au cours du XVIII<sup>e</sup> siècle.

6. & : Espèce comprenant des sous-espèces.

**Homopus** Duméril & Bibron, 1834 : *éthiopien*

- Homopus areolatus* (Thunberg, 1787) : S. Afrique  
*Homopus boulengeri* Duerden, 1906 : S. Afrique  
*Homopus femoralis* Boulenger, 1888 : S. Afrique  
*Homopus signatus* (Schoepff, 1801) § : S. Afrique

**Kinixys** Bell, 1827 : *éthiopien*

- Kinixys homeana* Bell, 1827 : W. & C. Afrique  
*Kinixys belliana* Gray, 1831 & : Afrique (except. N., S.)  
*Kinixys erosa* (Schweigger, 1812) : W. & C. Afrique

**Malacochersus** Lindholm, 1929 : *éthiopien*

- Malacochersus tornieri* (Siebenrock, 1903) : E. Afrique

**Psammobates** Fitzinger, 1835 : *éthiopien*

- Psammobates geometricus* (Linné, 1758) : S. Afrique  
*Psammobates oculifer* (Kuhl, 1820) : S. Afrique  
*Psammobates tentorius* (Bell, 1828) & : S. Afrique

**Geochelone** Fitzinger, 1835 : *éthiopien et oriental* [*Centrochelys* Gray, 1872]

- Geochelone* (*Geochelone*) *elegans* (Schoepff, 1795) : S.E. Asie (Inde, Ceylan)  
*Geochelone* (*Geochelone*) *platynota* (Blyth, 1863) : S.E. Asie (Birmanie)  
*Geochelone* (*Centrochelys*) *sulcata* (Miller, 1779) : Afrique (zone soudanienne)  
*Geochelone* (*Centrochelys*) *pardalis* (Bell, 1828) § : E. & S. Afrique

**Indotestudo** Lindholm, 1929 : *oriental*

- Indotestudo elongata* (Blyth, 1853) : S.E. Asie (N.E. Inde, Indochine)  
*Indotestudo forstenii* (Schlegel & Müller, 1844)<sup>1</sup> : S.E. Asie (E. Insulinde)  
*Indotestudo travancorica* (Boulenger, 1907) : S.E. Asie (S.W. Inde)

**Manouria** Gray, 1852 : *oriental*

- Manouria emys* (Schlegel & Müller, 1844) : S.E. Asie (Indochine, W. Insulinde)  
*Manouria impressa* (Günther, 1882) : S.E. Asie (Indochine ; Hai-Nan)

II. EMPIRE HOLARCTIQUE

**Testudo** Linné, 1758 : *paléarctique* [*Agrionemys* Khozatzky & Mlynarsky, 1966 ; *Pseudotestudo* Loveridge & Williams, 1957]

- Testudo* (*Testudo*) *graeca* Linné, 1758 & : S. & E. Méditerranée (S.W. Asie)  
*Testudo* (*Testudo*) *hermanni* Gmelin, 1789 & : N. Méditerranée (S. Europe)  
*Testudo* (*Testudo*) *marginata* Schoepff, 1792 : N.E. Méditerranée (S. Balkans)  
*Testudo* (*Agrionemys*) *horsfieldii* Gray, 1844 § : S.W. & C. Asie  
*Testudo* (*Pseudotestudo*) *kleinmanni* Lortet, 1883 : S.E. Méditerranée

**Gopherus** Rafinesque, 1832 : *néarctique*

- Gopherus polyphemus* (Daudin, 1801) : S.E. USA  
*Gopherus flavomarginatus* Legler, 1959 : N. Mexique

1. Le statut de cette espèce demanderait une confirmation.

*Gopherus agassizii* (Cooper, 1863) : S.W. USA, N.W. Mexique  
*Gopherus berlandieri* (Agassiz, 1857) : S. USA, N.E. Mexique

### III. EMPIRE NÉOTROPICAL

#### **Chelonoidis** Fitzinger, 1835 : *néotropical*

*Chelonoidis carbonaria* (Spix, 1824) § : N. & C. Amérique du Sud  
*Chelonoidis denticulata* (Linné, 1766) : N. & C. Amérique du Sud  
*Chelonoidis chilensis* (Gray, 1870) § : N. Argentine, Paraguay  
*Chelonoidis abingdonii* (Günther, 1877) : Galápagos ; Pinta  
*Chelonoidis becki* (Rothschild, 1901) : Galápagos ; N. Isabela  
*Chelonoidis chathamensis* (Van den Burgh, 1907) : Galápagos ; San Cristóbal  
*Chelonoidis darwini* (Van den Burgh, 1907) : Galápagos ; San Salvador  
*Chelonoidis elephantopus* (Harlan, 1827) : Galápagos ; S.W. Isabela  
*Chelonoidis ephippium* (Günther, 1875) : Galápagos ; Pinzón  
*Chelonoidis galapagoensis* (Baur, 1889)<sup>1</sup> : Galápagos ; Santa Maria  
*Chelonoidis guentheri* (Baur, 1889) : Galápagos ; S. Isabela  
*Chelonoidis hoodensis* (Van den Burgh, 1907) : Galápagos ; Española  
*Chelonoidis microphyes* (Günther, 1875) : Galápagos ; N. Isabela  
*Chelonoidis nigrita* (Duméril & Bibron, 1835) : Galápagos ; Santa Cruz  
*Chelonoidis phantastica* (Van den Burgh, 1907) : Galápagos ; Fernandina  
*Chelonoidis vandenburghi* (De Sola, 1930)<sup>2</sup> : Galápagos ; C. Isabela  
*Chelonoidis* sp.<sup>1</sup> : Galápagos ; Santa Fé

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULENGER, G. A., 1889. — Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History). London. 1-ix + 1-311.
- BOUR, R., 1978 (1979). — Les Tortues actuelles de Madagascar (République malgache) : liste systématique et description de deux sous-espèces nouvelles (*Reptilia, Testudines*). *Bull. Soc. Étud. scient. Anjou*, N. S., **10** : 141-154.
- 1980. — Étude systématique du genre endémique malgache *Pyxis* Bell, 1827 (*Reptilia, Chelonii*). *Annls Soc. linn. Lyon (à paraître)*.
- GRAY, J. E., 1873. — On the Skulls and alveolar Surfaces of Land-Tortoises (*Testudinata*). *Proc. zool. Soc. Lond.* : 722-728.
- LOVERIDGE, A., et E. E. WILLIAMS, 1957. — Revision of the African Tortoises and Turtles of the Suborder *Cryptodira*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **115** (6) : 163-557.
- MÜLLER, P., 1977. — Tiergeographie. Stuttgart. 1-268.
- SIEBENROCK, F., 1909. — Synopsis der rezenten Schildkröten mit Berücksichtigung der in Historischer Zeit ausgestorbenen Arten. *Zool. Jb., Syst. Suppl.*, **10** : 427-618.
- WERMUTH, H., et R. MERTENS, 1961. — Schildkröten. Krokodile. Brückenechsen. Iena. 1-xxvi + 1-422.
- WERMUTH, H., et R. MERTENS, 1977. — *Testudines. Crocodylia. Rhynchocephalia. D. Tierreich*, **100** : 1-xxvii + 1-174.
- WILLIAMS, E. E., 1952. — A new Fossil Tortoise from Mona Island, West Indies, and a Tentative Arrangement of the Tortoises of the World. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **99** : 543-560.

*Manuscrit déposé le 21 septembre 1979.*

1. Espèce disparue au XIX<sup>e</sup> siècle.
2. Nomen dubium (P. PRITCHARD, *com. pers.*).